Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных : Проморфология.— М. : Наука, 1964.— Т. 1. 432 с.
Вайнштейн Б. А. Эволюция онтогенеза акариформных клещей.— В кн.: Морфология и диагностика клещей. Л.: 1977, с. 5—16.
Захваткин А. А. Разделение клещей (Acarina) на отряды и их положение в системе Chelicerata.— Паразитол. сб., 1952, **14**, с. 5—46.
Захваткин А. А. Исследование по морфологии и постэмбриональному развитию тироглифид.— В кн.: Захваткин А. А. Сборник научных работ. М. Изд-во Моск. ун-та, 1953, с. 9—120.
Ланге А. Б., Захваткин А. А. Конспект курса «Акарология».— Там же, с. 285—334.
Ланге А. Б. Подтип хелицеровые (Chelicerata).— В кн.: Жизнь животных. М., : Просвещение, 1969, т. 3, с. 10—134.
Ситникова Л. Г. Основные направления эволюции клещей и вопрос о их монофилии.— Энтомол. обозрение, 1978, **57**, № 2, с. 431—457.
Щербак Г. И. Клещи семейства Rhodacaridae Палеарктики.— Киев : Наук. думка, 1980 а.— 216 с.
Щербак Г. И. Клещи семейства Rhodacaridae Oudemans, 1902 Палеарктики : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Киев, 1980 б.— 43 с.
Hirschmann W. Die Arten Rhodacarellus silesiacus Willmann, 1936.— Acarologie : SchrReihe Vergl. Milbenk, 1962, **5**, Folge 5, S. 49—52.
Karg W. Die freilebenden Gamasina (Gamasides), Raubmilben.— Jena: Fischer, 1971.— 475 S.— (Die Tierwelt Deutschlands; T. 59).
Shcherbak G. L., Akimov I. A. The importance of "scleronodules" in the systematics of the family Rhodacaridae Oudemans, 1902.— In.: Proc. 4th intern. congr. acarology, S.t., 1974, p. 467—470.

Институт зоологии
им. И. И. Шмальгаузена АН УССР

Поступила в редакцию
8.IX 1981 г.

УДК 595.422:541+591.461.1

И. С. Старовир

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГИСТОЛОГИЯ ПРОЦЕССА ПИЩЕВАРЕНИЯ У КЛЕЩЕЙ *AMBLYSEIUS REDUCTUS* (PARASITIFORMES, PHYTOSEIIDAE)

Задачей настоящего исследования было выяснение морфо-функциональных особенностей пищеварительной системы фитосейидного клеща *Amblyseius reductus*, который, как и *A. andersoni*, является естественным регулятором численности паутинных клещей.

Материал и методика. Работа проводилась с клещами *A. reductus* из лабораторной культуры, питавшихся паутинными клещами *Tetranychus cinnabarinus*. Для изучения морфо-функциональных изменений эпителия средней кишки и дивертикул в процессе переваривания пищи фиксировали молодых особей (в основном самок) через различные промежутки времени (1; 2; 5; 10; 15; 20; 25; 30 мин. и 3; 9; 12; 24; 48 час. после питания) в фиксаторах Буэна, Дюбоск-Бразиль (Роскин, 1957). После обезвоживания спиртами клещей проводили через метил-бензоат и заливали в парафин. Срезы окрашивали азановым методом, гематоксилином Эрлиха с докраской эозином, шифф-иодной кислотой (ШИК), железным гематоксилином по Гейденгайну и проводили окраску белков бромфеноловым синим с сулемой (Пирс, 1962).

Результаты. Сравнение серийных гистологических срезов позволило изучить морфологические изменения эпителия кишечника на разных этапах пищеварительного процесса. Хорошо были заметны изменения размера и формы клеток, ядра, а также появление и исчезновение включений, пищевых гранул, зернистость, плотность и окраска цитоплазмы. Функциональное состояние клеток кишечного эпителия голодных клещей *A. reductus* не отличается от такового голодных клещей *A. andersoni*, описанного нами ранее (Акимов, Старовир, 1977).

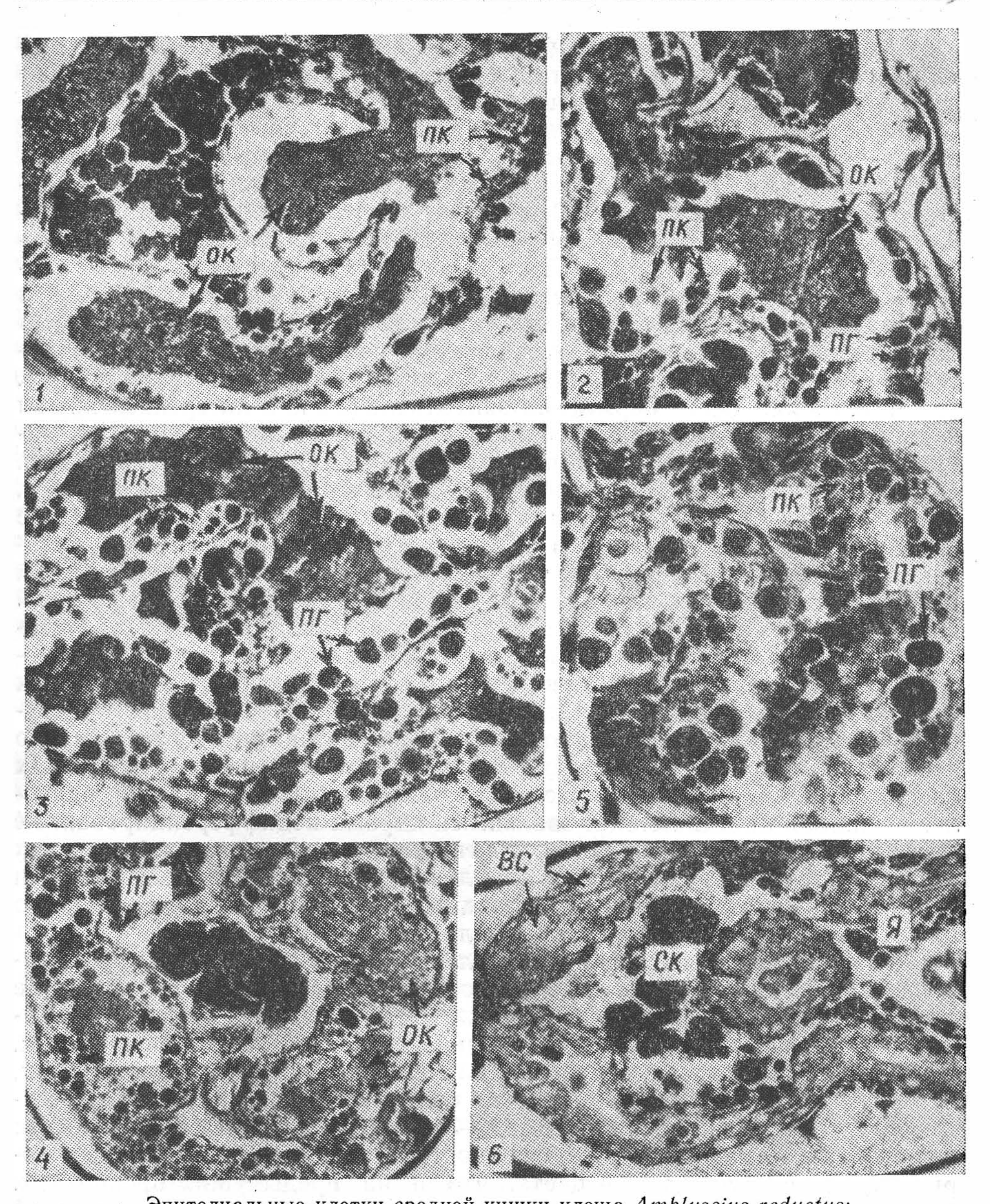
На срезах клещей, фиксированных через 1 мин. после кормления, видно, что в полости кишечника происходит интенсивное превращение секреторных клеток в пищеварительные и массовое отторжение клеток в просвет вместе с цитоплазмой. Однако оставшиеся пищеварительные клетки немногочисленны, имеют нечетко выраженные границы, небольшие (высота 5,2—7,7 мкм). Цитоплазма их неплотная, незернистая, слабо

окрашена. Ядра в клетках не обнаружены. В клетках, о границах которых можно судить по апикальным частям, обнаружены 1—2 крупные, шаровидные или овальные пищевые гранулы. Поверхность одних из них гладкая, других — шероховатая. При окраске азаном, ШИК и бромфеноловым синим первые дают соответственно интенсивный коричневый и фиолетовый, малиновый и синий цвета, вторые — те же цвета, но менее интенсивные. Однако в отличие от клещей *Phytoseiulus persimilis* (Акимов, Старовир, 1974) пищеварительные клетки у клещей *A. reductus* отторгаются в просвет кишечника функционально более молодыми, без признаков сильной дегенерации. Сам процесс отторжения интенсивный и охватывает практически все клетки. Цитоплазма отторгнутых пищеварительных клеток плотная, зернистая, вакуолизирована мелкими вакуолями с секретом, с включениями, окрашена равномерно и интенсивно. Ядра этих клеток, большие, крупные, ацентричные, хорошо окрашены. В вакуолях отторгнутых клеток имеются очень маленькие пищевые гранулы. Окраска их совпадает с окраской выше описанных гранул. Недифференцированные эпителиальные клетки не обнаружены (рисунок, *1*).

Через 2 мин. после кормления клещей эпителий кишечника состоит из молодых немногочисленных пищеварительных клеток (высота 5,4—7,1 мкм), со слабо выраженными границами. Цитоплазма их малозерниста, слабо вакуолизирована, с включениями, слабо окрашена. В вакуолях расположены 1, изредка 2 крупных пищевых гранулы, с гладкой и шероховатой поверхностями. Цвет после окраски тот же, что и на предыдущих препаратах (1 мин. после кормления). В гранулах с шероховатой поверхностью начинается распад их содержимого с образованием кристаллов. Просвет кишечника заполнен отшнуровавшимися пищеварительными клетками неправильной формы, сохраняющими свои очертания. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизирована, с включениями, интенсивно окрашена. Ядра в клетках разного диаметра, круглые, овальные, набухшие, ацентричные, окрашены. Пищевые гранулы отторгнутых клеток увеличиваются немного в размерах, окрашиваются также, как и на предыдущих срезах.

Через 5 мин. после кормления клещей эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул несколько увеличены в размерах (высота 11,9—15,3 мкм). Это широкие, набухшие, с нечетко выраженными границами, дегенерировавшие клетки. Цитоплазма их малозернистая, слабо вакуолизирована, плохо окрашена. Ядра в клетках не обнаружены. В вакуолях клеток находится от 1 до 3 разного диаметра овальных и шаровидных пищевых гранул с шероховатой и гладкой поверхностями. На стенках базальной мембраны появляются молодые недифференцированные эпителиальные клетки хорошо окрашенные. Просвет кишечника заполнен отторгнутыми пищеварительными клетками, которые в основном сохраняют свои очертания. Однако в некоторых отторгнутых в просвет кишечника клетках заметны следы дегенеративных изменений (отсутствие ядра, лизис оболочки). Цитоплазма этих клеток плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, которые сосредоточены в основном в апикальных и центральных частях. Ядра крупные, овальные, вздутые, ацентричные, окрашены. Пищевые гранулы расположены в крупных вакуолях и окрашены интенсивно в коричневый, малиновый, синий цвета. В гранулах со слабой окраской идет распад их содержимого с образованием кристаллов. Некоторые вакуоли заполнены секретом, окрашены. Создается впечатление, что содержимое кишечника обновляется за счет отторгнутых и лизирующих пищеварительных клеток.

Через 10; 15; 20; 25 и 30 мин. после кормления клещей, пищеварительные клетки эпителия средней кишки и дивертикул набухшие, небольшие (высота их соответственно 6,0—10,1; 11,1—17,5; 16,1—17,4; 12,7—15,0; 8,6—15,6 мкм), с нечетко выраженными границами. Цитоплазма малозерниста, слабо вакуолизирована, слабо окрашена. В вакуолях клеток расположены 1—3 овальной или шаровидной формы, разного



Эпителиальные клетки средней кишки клеща *Amblyseius reductus*:

1 — сытых клещей (через 1 мин. после окончания питания); *2* — через 2 мин.; *3* — через 15 мин.; *4* — через 3 часа; *5* — через 9 часов; *6* — через 48 часов; вс — вакуоли с секретом; ок — отшнуровавшиеся эпителиальные клетки; пг — пищевые гранулы; пк — пищеварительные клетки; ск — секреторные клетки; я — ядра с ядрышками.

диаметра пищевые гранулы, с гладкой и шероховатой поверхностями. Пищевые гранулы с гладкой поверхностью интенсивно окрашиваются азановым методом — в коричневый и темно-фиолетовый, ШИК — в малиновый, бромфеноловым синим — в синий. Гранулы с шероховатой поверхностью окрашиваются (теми же методами) в слабый малиновый и синий. В этих гранулах идет распад содержимого с образованием кристаллов. Просвет кишечника заполнен отторгнутыми пищеварительными клетками со слабо выраженными границами между ними. На стенках базальной мембраны расположены молодые недифференцированные эпителиальные клетки с плотной, зернистой, вакуолизированной, с включениями, интенсивно окрашенной цитоплазмой. Ядра этих клеток овальные, вздутые, крупные, расположены в центре клетки (рисунок, *3*).

Через 3 часа после кормления клещей пищеварительные клетки эпителия средней кишки и дивертикул имеют более четко выраженные границы, менее дегенерировавшие. Клетки небольшие (высота 12,6—14,4 мкм), вздутые, с расширенными апикальными частями. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизирована, с включениями, окрашена интенсивно. Ядра в клетках, где они имеются, овальные, круглые, вздутые, ацентричные, окрашены. В вакуолях клеток расположены 1—2 пищевые гранулы шаровидной формы, с гладкой и шероховатой поверхностями. В гранулах с шероховатой поверхностью идет распад их содержимого с образованием кристаллов. Просвет кишечника заполнен отторгнутыми пищеварительными клетками и их фрагментами. На стенках базальной мембраны расположены недифференцированные эпителиальные клетки с интенсивно окрашенной цитоплазмой (рисунок, *4*).

Через 9 час. после кормления эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул небольшие (высота 11,0—16,1 мкм), цилиндрические, набухшие, сужены в апикальных частях, с четко выраженными границами. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизирована, с включениями, интенсивно окрашена. В клетках появляются интенсивно окрашенные вакуоли с секретом, в основном вблизи клеточной оболочки. Ядра большие, округлые, вздутые, ацентричные. В вакуолях расположены крупные, шаровидные или овальные пищевые гранулы с шероховатой и гладкой поверхностями. Гранулы с шероховатой поверхностью слабо окрашиваются азановым методом в голубой цвет с фиолетовым оттенком, ШИК — в светло-малиновый цвет. В этих гранулах идет интенсивный распад их содержимого с образованием кристаллов. Гранулы с гладкой поверхностью интенсивно окрашиваются (теми же методами) соответственно в коричневый, темно-коричневый, малиновый, синий цвета. На стенках базальной мембраны расположены вздутые, с плотной, зернистой, вакуолизированной цитоплазмой и овальными ядрами недифференцированные клетки. В просвете кишечника отторгнутые эпителиальные клетки и их фрагменты не обнаружены. Эпителиальные клетки своими апикальными поверхностями смыкаются над молодыми клетками, в результате чего кишечный эпителий приобретает двуслойный вид (рисунок, *5*).

Через 12 час. после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах кроме пищеварительных клеток появляются немногочисленные секреторные. Пищеварительные клетки имеют четко выраженные границы, цилиндрическую форму, с расширенными апикальными частями. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, интенсивно окрашена. Ядра в клетках большие, овальные, вздутые, ацентричные. В вакуолях расположены 1—3 пищевые гранулы, овальные или шаровидные, с шероховатой поверхностью, изредка — с гладкой, которые окрашиваются в те же цвета, что и на предыдущих препаратах. Секреторные клетки с четко выраженными границами, цилиндрической формы, большие (высота 16,7—19,9 мкм), их апикальные части несколько выдаются в просвет кишечника. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, интенсивно окрашена. Ядра овальные, большие, вздутые, расположены в центральной части клетки, хорошо окрашены.

Через 24 часа после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах кроме пищеварительных эпителиальных клеток появляется сравнительно большое количество секреторных и недифференцированных эпителиальных клеток. Пищеварительные клетки с четко выраженными границами, цилиндрической формы, большие (высота 12,0—14,6 мкм), набухшие, с расширенными апикальными частями. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, интенсивно окрашена. Ядра в клетках овальные, вздутые, большие, смещены к апикальным частям, интенсивно окрашены. В вакуолях расположены единичные разных размеров пищевые гранулы, овальные, шаровидные, с шероховатой поверхностью. Они слабо окрашиваются. На стенках базальной мембра-

ны расположены секреторные и недифференцированные эпителиальные клетки, которые ничем не отличаются от выше описанных клеток.

Через 48 час. после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах появляются пищеварительные, секреторные и недифференцированные эпителиальные клетки. Пищеварительные клетки большие, цилиндрические, с расширенными апикальными частями. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, интенсивно окрашена. Ядра большие, вздутые, овальные ацентричные, интенсивно окрашены. В вакуолях расположены единичные разных размеров пищевые гранулы, шаровидные, овальные, с шероховатой поверхностью. В этих гранулах идет интенсивный распад их содержимого с образованием кристаллов. Характерно, что даже через 2 суток после питания в клетках кишечного эпителия клещей обнаруживаются пищевые гранулы. В целом же к этому времени эпителиальные клетки приобретают вид зрелых секреторных клеток. Секреторные клетки имеют цилиндрическую форму, их апикальные части сужены и выдаются в просвет кишечника. Цитоплазма их в апикальных частях окрашена более интенсивно. Ядра овальные, вздутые, расположены в центре клетки, интенсивно окрашены. Вакуоли большинства клеток расположены в апикальной и центральной частях, интенсивно окрашены. Недифференцированные эпителиальные клетки ничем не отличаются от выше описанных экспозиций (рисунок, *6*).

Обсуждение. Анализ изложенных материалов показывает, что форма и размеры эпителиальных клеток средней кишки и дивертикул у клещей *Amblyseius reductus* изменяются в зависимости от их функционального состояния. Это можно заметить на последовательных сериях срезов. Сразу после принятия пищи клетки заполняются пищевыми гранулами, которые окрашиваются ШИК — в сиреневый и малиновый с фиолетовым оттенком и бромфеноловым синим — в синий и бледно-синий цвет, т. е. как полисахариды и белки. Затем клетки становятся крупными, широкими, без четко выраженных границ. У голодных клещей эпителиальные клетки кишечника приобретают в основном цилиндрическую форму. По всей вероятности, в этих клетках происходит синтез пищеварительных ферментов и с накоплением их заканчивается цикл секреторной деятельности клетки. В апикальных частях секреторных клеток расположены мелкие вакуоли, которые не окрашиваются ни кислыми, ни основными красителями. Их содержимое дает интенсивную ШИК-положительную реакцию, сохраняющуюся после обработки срезов диастазой. По характеру гистологических реакций их содержимое, вероятно, является полисахаридным, тогда как крупные ШИК-положительные гранулы в цитоплазматической зоне — гликогеном. Пищеварительные клетки по сравнению с секреторными у голодных клещей немногочисленны и расположены вперемежку с секреторными резервными. Цитоплазма их содержит большое количество включений, окрашивающихся азановым методом и железным гематоксилином. Они дают интенсивную окраску на белок с бромфеноловым синим с сулемой. В вакуолях этих клеток наблюдаются морфо-функциональные изменения, связанные прежде всего с состоянием пищевых гранул, которые увеличиваются в объеме и количестве, а затем подвергаются распаду. Проследив все последовательные стадии пищеварения, можно заметить, что во время образования пищеварительных ферментов ядра клеток перемещаются к средине или к апикальным частям клетки. По всей вероятности, ядра являются активными центрами жизнедеятельности клетки, во время образования ферментов перемещаются к месту их синтеза. Во время фазы пищеварения они приближаются к базальной мембране. Такое расположение ядра может быть вызвано также следствием оттока клеточных веществ из апикальных частей, куда поступают продукты пищеварения, к базальной мембране. Необходимо подчеркнуть видовые различия, наблюдаемые в морфо-функциональном состоянии клеток эпителия кишечника у клещей-фитосейид.

У клещей *A. reductus* дегенеративные изменения клеток эпителия на базальной мембране проявляются резче, чем у клещей *A. andersoni* (Акимов, Старовир, 1977), а отторгнутые в просвет клетки дегенерируют гораздо медленнее, чем у последних. В данном случае, дегенеративные изменения эпителия на базальной мембране имеют столь ярко выраженный характер из-за того, что молодые недифференцированные клетки, заменяющие собой зрелые, недостаточно многочисленны и сразу же, еще в молодом возрасте, начинают функционировать, отторгаясь в просвет. Не одинакова также и скорость переваривания пищи у изученных нами клещей. Так, у *A. reductus* пищевые гранулы исчезают из клеток эпителия более чем через 48 часов, в то время как у *A. andersoni* — более чем через 12 часов (Акимов, Старовир, 1977). К этому времени все клетки эпителия кишечника становятся похожими на секреторные.

Таким образом, исследованный нами местный вид *A. reductus* по всем своим показателям приближается к таким уже зарекомендовавшим себя в биометоде видам, как *Phytoseiulus persimilis* и *Amblyseius andersoni* (Акимов, Старовир, 1974, 1977).

SUMMARY

As shown by examination of serial histological slides, size and shape of intestinal epithelium cells vary depending on their functional state. Digestion rate in *Amblyseius reductus* established to be considerably lower than in related Phytoseiid mites. In *A. reductus* younger digestive cells are involved into digestive process. Increased in volume and number food cell granules undergo subsequent disintegration during digestion.

Акимов И. А., Старовир И. С. Морфо-функциональные особенности пищеварительной системы клещей Phytoseiulus persimilis A-H (Gamasoidea, Phytoseiidae).— Вестн. зоологии, 1974, № 4, с. 60—64.

Акимов И. А., Старовир И. С. Морфо-функциональные особенности пищеварительной системы клеща Amblyseius andersoni (Gamasoidea, Phytoseiidae).— Вестн. зоологии, 1977, № 3, с. 82—86.

Пирс Э. Гистология.— М.: Изд-во иностр. лит., 1962.— 961 с.

Роскин Г. И., Левенсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М.: Сов. наука.— 447 с.

Институт зоологии
им. И. И. Шмальгаузена АН УССР

Поступила в редакцию
14.V 1979 г.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

УДК 595.771

Что такое *Gnophomyia tripudians* Bergroth, 1891 (Diptera, Limoniidae).— Благодаря любезности д-ра Б. Линдеберга, нижеподписавшийся получил возможность исследовать одного из двух типовых экземпляров названного выше вида, хранящихся в Зоологическом музее города Хельсинки (Финляндия). Хорошо сохранившийся экземпляр снабжен двумя белыми прямоугольными этикетками, на которых соответственно от руки написано «Weissenberg, Helvetia» и «Gnophomyia tripudians Bergr.». Судя по цвету этикеток, это паратип. Исследование гипопигия с очевидностью показало, что Бергротом был описан не новый вид, а повторно *G. lugubris* (Zetterstedt, 1838) в смысле Старого (Starý, 1971). В связи с этим предлагается синонимия: *Gnophomyia lugubris* (Zetterstedt, 1838) = *G. tripudians* Bergroth, 1891, syn. nov.— Е. Н. Савченко (Институт зоологии АН УССР).